



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS INSTITUTO DE CIÊNCIAS  
BIOLÓGICAS PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL**

**CAIO VICTOR DA CRUZ GOMES**

**ATRIBUTOS FUNCIONAIS DA GALHA DE ENROLAMENTO FOLIAR EM  
*MYRCIA SPLENDENS* (SW.) DC (MYRTACEAE) INDUZIDA POR *NEXOTHIRIPS* SP.  
(THYSANOPTERA)**

**BELO HORIZONTE – MG**

**2025**

Caio Victor da Cruz Gomes

**ATRIBUTOS FUNCIONAIS DA GALHA DE ENROLAMENTO FOLIAR EM  
*MYRCIA SPLENDENS* (SW.) DC (MYRTACEAE) INDUZIDA POR *NEXOTHRIPS* SP.  
(THYSANOPTERA)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Departamento de Botânica do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

Área de Concentração Morfologia, sistemática e diversidade vegetal

Orientadora: Prof. Dr<sup>a</sup>. Rosy Mary dos Santos Isaias  
Universidade Federal de Minas Gerais

Coorientador: Prof. Dr. Ígor Abba Arriola

Universidade Federal de Minas Gerais

**BELO HORIZONTE – MG**

**2025**

043

Gomes, Caio Victor da Cruz.

Atributos funcionais da galha de enrolamento foliar em *Myrcia splendens* (Sw.) DC (Myrtaceae) induzida por *Nexothrips* sp. (Thysanoptera) [manuscrito] / Caio Victor da Cruz Gomes. – 2025.

41 f. : il. ; 29,5 cm.

Orientadora: Prof. Dr<sup>a</sup>. Rosy Mary dos Santos Isaias. Coorientador: Prof. Dr. Ígor Abba Arriola.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal.

1. Desenvolvimento Vegetal. 2. Anatomia vegetal. 3. Epiderme vegetal. 4. Xilema. I. Isaias, Rosy Mary dos Santos. II. Arriola, Ígor Abba. III. Universidade Federal de Minas Gerais. Instituto de Ciências Biológicas. IV. Título.

CDU: 581



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

DEFESA DE DISSERTAÇÃO  
CAIO VICTOR DA CRUZ GOMES  
MATRÍCULA: 2022689598

DATA DA DEFESA: 18 DE JULHO DE 2025

"ATRIBUTOS FUNCIONAIS DAS GALHAS DE ENROLAMENTO FOLIAR EM *MYRCIA  
SPLENDENS* (SW.) DC (*MYRTACEAE*) INDUZIDAS POR *NEXOTHRIPS* SP.  
(*THYSANOPTERA*)."

**Comissão Examinadora**

Dra. Rosy Mary dos Santos Isaias (UFMG)

Dr. Adriano Cavalleri (Universidade Federal do Rio Grande)

Dra. Elaine Cotrim Costa (Universidade Federal do Rio Grande)

Assinatura do membros da banca

---



Documento assinado eletronicamente por **Rosy Mary dos Santos Isaias, Professora do Magistério Superior**, em 21/07/2025, às 16:32, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Elaine Cotrim Costa, Usuário Externo**, em 21/07/2025, às 18:21, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Adriano Cavalleri, Usuário Externo**, em 23/07/2025, às 13:13, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site [https://sei.ufmg.br/sei/controlador\\_externo.php?acao=documento\\_conferir&id\\_orgao\\_acesso\\_externo=0](https://sei.ufmg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0), informando o código verificador **4359556** e o código CRC **CC1DA736**.

## Agradecimentos

À Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG) e ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da UFMG, pela estrutura e formação científica. À FAPEMIG, CNPq e CAPES, pelo apoio e suporte financeiro fundamentais para a realização deste trabalho.

À minha orientadora, Profa. Dra. Rosy Mary dos Santos Isaias, pelo acolhimento desde o início, pela paciência, dedicação e consideração ao longo de toda esta jornada. Agradeço profundamente pelo profissionalismo, pelas cobranças necessárias e, sobretudo, pelo carinho e amizade. Você é uma grande inspiração.

Ao meu coorientador, Prof. Dr. Ígor Abba Arriola, pela paciência, incentivo constante e por reacender minha vontade de seguir em frente nos momentos mais difíceis. Sou grato pelas discussões, ideias valiosas e apoio metodológico que foram essenciais para o desenvolvimento deste e de futuros trabalhos.

À minha grande amiga e também autora desta dissertação, Mariana de Sousa Costa Freitas, por ter estado comigo em tantos momentos — disciplinas, coletas, eventos, cursos, monitoria... Encontrei em você um acolhimento genuíno, digno de família. Você me ouviu, me acolheu, me levantou e nunca deixou minha peteca cair. Valorizo muito tudo que você já fez comigo e por mim nessa jornada! Obrigado por acreditar em mim. Nossos diálogos sobre a vida, séries, filmes e o universo nerd ficarão para sempre registrados com carinho no meu coração.

Aos meus pais, Sabrina Vitória da Cruz e Marcos Aurélio Teixeira Gomes, por sempre me incentivarem e apoiarem em cada etapa da minha trajetória. O orgulho que vocês sentem de mim é recíproco. Não mudaria nada na relação que construímos.

À minha irmã, Vitória Cristina da Cruz, o maior amor da minha vida, que nunca se afastou, sempre presente para ouvir, ajudar, consolar e compartilhar os momentos mais simples, como cozinhar juntos. Você é a minha luz e a minha inspiração diária. Cada dia que passa, desejo ser uma pessoa melhor porque sei que você merece um irmão à altura do seu amor e da sua generosidade. Minha gratidão e carinho por você não cabem em palavras.

À minha avó, Silvia Lúcia da Cruz, que já não está mais entre nós, mas que, junto aos meus pais, tornou reais todos os meus sonhos. Levo a vida com orgulho e felicidade, pois sei que isso a deixaria satisfeita. Ser comparado a você é o maior elogio que posso receber. Saber que, de alguma forma, você vive em mim é a minha maior alegria.

Aos amigos que a vida me presenteou: Arthur Oliveira e Igor Vecchi, por estarem ao meu lado todos os dias, fazendo sol ou chuva, comigo no meu melhor ou no meu pior. Obrigado por ouvirem minhas angústias, celebrarem minhas conquistas e tornarem o cotidiano mais leve. O tempo com vocês é sagrado, uma prioridade pra para viver em equilíbrio, à dose diária de diversão, a sinceridade, a confiança e o zelo extremo.

Ao Grupo Galhas, que me acolheu com tanto carinho em um momento delicado da minha vida, proporcionando um ambiente de pesquisa e colaboração que tanto valorizo. A todos os doutores, mestres, alunos de iniciação científica, e especialmente ao Wagner Rocha, meu sincero agradecimento, cotidiano no laboratório superou todas as minhas expectativas!

Um agradecimento especial à Gracielle Bragança, a quem costumo chamar de “anjo na terra”, pela paciência, generosidade e ensinamentos que despertaram meu olhar crítico para as galhas. Sua voz e presença sempre me transmitirão conforto e paz. Sou imensamente grato, pelos vários “podcasts” enviados e ouvidos no whatsapp, mesmo a distância você sempre estava tão feliz e disposta em ajudar! Se sentir pertencente é algo muito importante, e você possui esse dom, o de cativar e de fazer as pessoas se sentirem acolhidas

Durante essa caminhada, fui agraciado com amizades que jamais imaginei encontrar na pós-graduação. Lorrani Netto, Mary Alice Ribeiro e Cristiane Petrini, meu “Quarteto Fantástico”, obrigado por dividirem comigo tantos momentos intensos.

Como um bom nerd, deixo meu tributo às rainhas que me inspiram: Susan Storm, Mitsuri Kanrōji e Rhaenyra Targaryen — não desistirei dos meus sonhos quando tudo ficar mais difícil, porque sei que vocês também não desistiriam!

Aos membros da banca de defesa, Prof. Dr. Adriano Cavalleri e Dra. Elaine Cotrim Costa, pelo aceite e pelas valiosas contribuições à minha dissertação.

Por fim, agradeço a todos e todas que, de alguma forma, contribuíram para que este trabalho fosse possível. Muito obrigado.

## **Resumo**

As galhas de insetos são estruturas neoformadas originadas pela modificação do crescimento e diferenciação dos tecidos vegetais em resposta à ação de organismos indutores. Essas estruturas funcionam como microambientes especializados, oferecendo proteção física, nutrientes e regulação hídrica ao inseto galhador. Galhas de enrolamento foliar induzidas por *Nexothrips* sp. em *Myrcia splendens* (Sw.) DC (Myrtaceae) constituem um modelo eficiente para investigar alterações estruturais em folhas sob estresse biótico. Este trabalho analisou modificações anatômicas na epiderme e no xilema em folhas galhadas, com foco em estruturas associadas à retenção hídrica e à condução de água. Foram avaliadas variáveis como densidade estomática, densidade e tipos de tricomas, espessura da cutícula e anatomia do xilema ao longo da lâmina foliar. Verificou-se espessamento da cutícula e alterações na densidade de tricomas e estômatos, indicando uma resposta adaptativa da epiderme ao microambiente galhado. A anatomia do xilema, por sua vez, manteve-se funcional, sem prejuízos estruturais significativos, sugerindo que o sistema vascular permanece ativo para garantir o suprimento de água e nutrientes à galha. Esses resultados reforçam a ideia de que a galha atua como um órgão funcionalmente autônomo, capaz de modular a anatomia foliar da planta hospedeira para atender às demandas fisiológicas do inseto indutor.

**Palavras-chave:** anatomia vegetal; epiderme; galhas foliares; xilema.

## **Abstract**

Insect galls are specialized plant structures resulting from altered tissue growth and differentiation induced by the activity of galling organisms. These structures serve as specialized microenvironments that provide physical protection, nutrient supply, and water regulation for the galling insect. Leaf-rolling galls induced by *Nexothrips* sp. on *Myrcia splendens* (Sw.) DC (Myrtaceae) offer a suitable model to investigate foliar structural changes under biotic stress. This study examined anatomical modifications in the epidermis and xylem of galled leaves, focusing on traits associated with water retention and vascular conduction. Variables analyzed included stomatal density, trichome density and types, cuticle thickness, and xylem structure along the leaf blade. Cuticle thickening and variations in stomatal and trichome density were observed, indicating adaptive epidermal responses to the gall microenvironment. Meanwhile, xylem anatomy remained functional and structurally preserved, suggesting continued vascular activity to support the gall's metabolic demands. These findings support the view that the gall functions as an autonomous organ capable of selectively modifying host leaf anatomy to meet the physiological needs of the inducing insect.

**Keywords:** epidermis; foliar galls, plant anatomy, xylem.

## Sumário

<b>1. Introdução Geral .....</b>	<b>10</b>
1.1 Referências .....	11
<b>2 Capítulo I.....</b>	<b>13</b>
2.1 Introdução .....	13
2.2 Materiais e Métodos.....	14
2.3 Resultados e Discussão .....	16
2.3.1 Espessamento da epiderme e da cutícula .....	16
2.3.2 Concentração das alterações na porção mediano-basal.....	17
2.3.3 Efeito da alimentação dos tripes na densidade de tricomas e estômatos .....	17
2.3.4 Influência de fatores abióticos nas galhas .....	20
2.4 Agradecimentos.....	21
2.5 Referências .....	21
2.6 Tabelas .....	24
<b>3 Capítulo II .....</b>	<b>27</b>
3.1 Introdução .....	28
3.2 Materiais e Métodos.....	28
3.2.1 Amostragem .....	28
3.2.2 Conteúdo relativo de água.....	29
3.2.3 Dissociação e mensuração dos elementos de vaso.....	29
3.2.4 Área foliar e teor de clorofila .....	30
3.2.5 Citometria e histometria .....	30
3.2.6 Análises estatísticas.....	31
3.3 Resultados.....	31
3.3.1 Caracterização das folhas e galhas de enrolamento foliar.....	31
3.3.2 Atributos funcionais .....	32
3.3.3 Citometria dos elementos de vaso .....	33
3.4 Discussão.....	35
3.4.1 Desenvolvimento foliar / tripes .....	35
3.4.2 Citometria dos elementos de vaso .....	37
3.4.3 Atributos funcionais .....	38
3.5 Agradecimentos.....	40
3.6 Referências .....	40
<b>4. Considerações finais .....</b>	<b>45</b>

## 1. Introdução Geral

As galhas são estruturas formadas em tecidos vegetais a partir da interação com organismos galhadores, como insetos, ácaros, nematoides, vírus, bactérias e fungos. Essa interação promove alterações no metabolismo e na ontogênese dos tecidos da planta hospedeira, resultando em hipertrofia e hiperplasia das células afetadas (Mani, 1964; Isaias et al., 2013; Raman, 2011). Insetos galhadores, em especial, induzem modificações organizadas, promovendo a diferenciação de tecidos específicos para abrigo, alimentação e proteção de suas colônias. Entre os diversos sistemas estudados, o modelo *Myrcia splendens* (Sw.) DC (Myrtaceae) – *Nexothrips* sp. (Thysanoptera) representa uma interação altamente especializada, na qual o inseto induz galhas do tipo enrolamento foliar, preservando parcialmente a anatomia original da folha hospedeira.

A espécie *M. splendens* é uma planta nativa do Brasil, frequentemente encontrada em áreas de Cerrado e Mata Atlântica. As galhas de enrolamento foliar induzidas por *Nexothrips* sp. promovem alterações morfoanatômicas na epiderme, como a compactação do mesofilo, formação de cavidades e o aumento de estruturas secretoras (Jorge et al., 2018). Esses efeitos são resultado de estímulos mecânicos e bioquímicos associados ao aparelho bucal perfurador-sugador dos tripes, que atuam sobre células superficiais da lâmina foliar (Mound, 1991). A atuação do galhador pode alterar o padrão de desenvolvimento dos tecidos hospedeiros, inclusive afetando a diferenciação de tecidos vasculares, como o xilema (Fahn, 1990; Ichihashi & Tsukaya, 2015; Aloni, 2025). Nesse contexto, o presente trabalho investiga os impactos morfofuncionais da galha tanto na epiderme quanto no sistema vascular foliar, com ênfase na diferenciação dos elementos de vaso e na condução hídrica nas regiões mediana e basal das folhas.

A dissertação está organizada em dois capítulos. O primeiro capítulo, “Alterações epidérmicas em galhas de *Myrcia splendens* (Sw.) DC (Myrtaceae) induzidas por *Nexothrips* sp. (Thysanoptera)”, trata das modificações estruturais na epiderme da folha em resposta à ação do galhador. Foram analisados atributos anatômicos como espessura da cutícula, densidade de estômatos e tricomas, com o objetivo de compreender como essas alterações podem contribuir para a adaptação da galha às condições ambientais e às demandas da colônia de insetos. O segundo capítulo, “Impacto de galhas de enrolamento foliar induzidas por *Nexothrips* sp. (Thysanoptera) sobre o xilema de *Myrcia splendens* (Sw.) DC. (Myrtaceae)”, foca na análise do xilema nas regiões apical, mediana, basal e

no pecíolo, comparando folhas galhadas e não galhadas. Testamos a hipótese de que, devido à diferenciação tardia dos tecidos vasculares na porção mediano-basal da folha (Fahn, 1990; Ichihashi & Tsukaya, 2015; Aloni, 2025), as alterações seriam mais pronunciadas nesta região como resposta à presença da galha.

O objetivo desta dissertação é contribuir para o entendimento da plasticidade anatômica e funcional de *M. splendens* frente à indução de galhas por *Nexothrips* sp., considerando tanto a morfologia epidérmica quanto o sistema de condução hídrica da folha. Além disso, os resultados obtidos poderão subsidiar estudos comparativos sobre o grau de especialização das interações planta-inseto, destacando os limites impostos pela planta hospedeira e as estratégias adaptativas do galhador. Considerando o conhecimento atual sobre diferenciação vascular e regulação hormonal envolvida na formação de galhas (Ullrich & Aloni, 2000; Bragança et al., 2020), espera-se que este trabalho revele padrões conservados ou inovadores na morfogênese induzida por tripes, especialmente no que se refere à manutenção ou alteração dos elementos traqueais em tecidos galhados.

## 1.1 Referências

- Ananthakrishnan, T. N., & Raman, A. (1989). Morphology of galls. In T. N. Ananthakrishnan & A. Raman (Eds.), *Thrips and gall dynamics* (pp. 67–73). New Delhi: Oxford & IBH Publishing.
- Crespi, B. J., Carmean, D. A., & Chapman, T. W. (1997). Ecology and evolution of galling thrips and their allies. *Annual Review of Entomology*, *42*, 51–71. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.42.1.51>
- Fahn, A. (1990). *Plant anatomy* (pp. 222–226). Oxford, UK: Pergamon Press.
- Ferreira, B. G., Álvarez, R., Avritzer, S. C., & Isaias, R. M. S. (2017). Revisiting the histological patterns of storage tissues: Beyond the limits of gall-inducing taxa. *Botany*, *95*, 173–184. <https://doi.org/10.1139/cjb-2016-0189>
- Ichihashi, Y., & Tsukaya, H. (2015). Behavior of leaf meristems and their modification. *Frontiers in Plant Science*, *6*, 1060. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01060>
- Isaias, R. M. S., Carneiro, R. G. S., Oliveira, D. C., & Santos, J. C. (2013). Illustrated and annotated checklist of Brazilian gall morphotypes. *Neotropical Entomology*, *42*(3), 230–239. <https://doi.org/10.1007/s13744-013-0115-7>

Jorge, N. C., Souza-Silva, É. A., Alvarenga, D. R., Saboia, G., Soares, G. L. G., Zini, C. A., Cavalleri, A., & Isaias, R. M. S. (2018). Structural and chemical profiles of *Myrcia splendens* (Myrtaceae) leaves under the influence of the galling *Nexothrips* sp. (Thysanoptera). *Frontiers in Plant Science*, 9, 1521. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01521>

Mani, M. S. (1964). *Ecology of plant galls*. The Hague: Dr. W. Junk Publishers. <https://doi.org/10.1007/978-94-017-6230-4>

Raman, A. (2007). Insect-induced plant galls of India: Unresolved questions. *Current Science*, 92(6), 748–757.

Shorthouse, J. D., Wool, D., & Raman, A. (2005). Gall-inducing insects – Nature’s most sophisticated herbivores. *Basic and Applied Ecology*, 6(5), 407–411. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2005.07.001>

## Capítulo I

## Short Communication

**Alterações Epidérmicas em galhas de *Myrcia splendens* (Sw.) DC (Myrtaceae) induzidas pelo *Nexothrips* sp. (Thysanoptera)**

Caio Victor da Cruz Gomes<sup>1</sup>, Mariana de Sousa Costa Freitas<sup>1</sup>, Ígor Abba Arriola<sup>1</sup>,  
Rosy Mary dos Santos Isaias<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Departamento de Botânica, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, MG, Brasil.

**Resumo**

Este estudo investiga as alterações epidérmicas em galhas de enrolamento foliar (LRG) induzidas por *Nexothrips* sp. em *Myrcia splendens*. Amostras de duas áreas urbanas de Belo Horizonte (MG) foram analisadas quanto às características epidérmicas. As folhas galhadas apresentaram espessamento significativo da cutícula e aumento da densidade de tricomas, especialmente na superfície adaxial, enquanto a densidade estomática permaneceu inalterada. Não foi encontrado um gradiente claro nas características epidérmicas ao longo do eixo da folha. Os fatores ambientais influenciaram a expressão anatômica. Os resultados sugerem que o *Nexothrips* promove seletivamente a formação de tricomas e o desenvolvimento da cutícula, aumentando a proteção e a regulação da água na galha.

**Palavras-chave:**

estômatos, tricomas, tripes

**2.1 Introdução**

A epiderme é a interface entre as plantas e os estímulos ambientais, e a primeira linha de contato entre as plantas hospedeiras e seus galhadores, sendo fundamental para o reconhecimento de respostas iniciais da instalação do campo cecidogenético (Javelle et al., 2011; Isaias et al., 2025). Essas respostas se iniciam muito cedo no processo de desenvolvimento das galhas alterando o tamanho e forma das células comuns da epiderme e a formação de estômatos e tricomas (Amorim et al., 2017; Nóbrega et al., 2023). Em

galhas induzidas por tripses, os indutores se agrupam em coloniais dentro das galhas onde se alimentam perfurando e sugando as células epidérmicas. Como consequência, as folhas podem se dobrar como resultado do desenvolvimento de regiões de hipersensibilidade na epiderme, que se estendem ao mesofilo, e pela alteração da composição química das paredes celulares (Souza et al., 2000; Jorge et al., 2018a, Viol et al., 2025). Contudo, as galhas induzidas por *Nexothrips* sp. (Thysanoptera) em *Myrcia splendens* (Myrtaceae) são caracterizadas basicamente pelo enrolamento foliar voltado para a face adaxial, compactação do mesofilo, e aumento do tamanho e abundância de glândulas de óleo que se estendem em comprimento da face adaxial à abaxial, com sítios conspícuos de hipersensibilidade (Jorge et al., 2018b).

Nestas galhas, embora as alterações marcantes no tamanho e abundância de glândulas de óleo sejam fatores responsáveis pelo enrolamento foliar e estejam diretamente associadas a alterações no perfil químico das plantas hospedeiras (Jorge et al., 2018b), não respondem questões diretamente relacionadas com a instalação do campo cecidogenético. Sabendo que o estímulo alimentar dos tripses na epiderme foliar, assim como estresses ambientais, ativam genes de defesa que desencadeiam transcritos relacionados ao desenvolvimento estrutural da epiderme das plantas hospedeiras (Javelle et al., 2011; Zuch et al., 2022; Sunidhi et al., 2025), nos questionamos se a instalação dos sítios de alimentação dos tripses, simultaneamente ao desenvolvimento do eixo foliar proximal-distal, induz a formação de gradientes na expressão de atributos epidérmicos, e se há influência ambiental nestas respostas.

Assim, considerando o processo morfogênético de formação foliar no eixo proximal-distal (Fahn, 1990; Ichihashi & Tsukaya, (2015), hipotetizamos que (i) atributos epidérmicos facilmente mensuráveis, tais como a densidade celular e a espessura da epiderme e da cutícula, sejam maiores nas regiões proximal-mediana das galhas, onde as células se diferenciam tardiamente; e que (ii) os atributos epidérmicos das folhas de *M. splendens* são influenciados de forma combinada pelas regiões das folhas, pela presença de galhas e por fatores ambientais.

## 2.2 Materiais e Métodos

Entre 2023 e 2025, coletas mensais foram realizadas em duas populações de *Myrcia splendens* (Myrtaceae) localizadas em unidades de conservação urbanas de Belo Horizonte–MG: o Parque Estadual Serra Verde (PESV) (19°47'22.47"S, 43°57'32.35"W) e a

Estação Ecológica da UFMG (EEco) (19°53'02.4"S, 43°58'09.8"W), que estão distantes cerca de 13 km e isoladas pela malha viária. Ambos os locais estão inseridos numa ecorregião de transição entre o Cerrado e a Mata Atlântica e apresentam clima classificado como semiúmido, com uma estação seca de abril a setembro (Awi) (Jardim & Monteiro, 2014; Santana & Isaias, 2014). A Estação Ecológica da UFMG é caracterizada por vegetação predominantemente de Mata Atlântica, com dossel fechado, maior sombreamento e ausência de cursos d'água visíveis nas áreas de amostragem. Em contraste, o Parque Estadual Serra Verde apresenta vegetação típica de ecótono entre Cerrado e Mata Atlântica, com maior incidência luminosa e presença de corpos d'água.

Em cada localidade, folhas e galhas de enrolamento foliar ( $n = 20$ ) induzidas por *Nexothrips* sp. (Thysanoptera) foram coletadas de ramos opostos. As folhas foram escaneadas e fotografadas sob estereomicroscópio (Leica S9i). Fragmentos ( $0.5\text{mm}^2$ ) das regiões apical, mediana e basal de folhas não galhadas e de galhas foram fixados em FAA<sub>50</sub> para análises de atributos epidérmicos. Para análises da superfície epidérmica, as amostras foram diafanizadas com hipoclorito de sódio, lavadas com água destilada, coradas com Safranina e montadas com gelatina glicerizada (Kraus & Arduin, 1997). As lâminas foram analisadas e fotografadas em magnificação 40x (área:  $0,355\text{ mm} \times 0,266\text{ mm}$ ) em microscópio óptico e em luz polarizada (Leica DM2500) para contagem da densidade das células comuns, estômatos e tricomas. Em cada imagem, foram selecionadas apenas as células, tricomas e estômatos íntegros para contagem, excluindo as estruturas cortadas pelas bordas das fotos por estarem incompletas. Para cada região, foram analisadas seis áreas aleatórias, com as imagens capturadas utilizando a objetiva de 40x, correspondendo a uma área aproximada de  $1\text{ mm}^2$  por campo visual. Para maior detalhamento da superfície epidérmica, uma parte das amostras ( $n = 2$ ) foi fixada em solução de Karnovsky (Karnovsky, 1965), pós-fixados em tetróxido de ósmio ( $\text{OsO}_4$ ) em PBS  $0,1\text{ mol L}^{-1}$ , desidratado série etanólica (O'Brien e McCully, 1981), secas em ponto crítico de  $\text{CO}_2$  e metalizadas com carbono para análise em microscópio eletrônico de varredura (JEOL JSM – 6360LV) no Centro de Microscopia da UFMG. O restante das amostras foi desidratado em série butanólica e incluído em Paraplast X-TRA<sup>®</sup>, seccionado transversalmente em micrótomo rotativo ( $12\text{--}14\text{ }\mu\text{m}$ ), corado com safranina e azul Astra (9:1) (Kraus & Arduin, 1997), e fotografado em microscópio óptico. A espessura da cutícula nas faces abaxial e adaxial da epiderme foi medida com o software AxioVision 4.8.

Para comparar a densidade dos tipos celulares da epiderme de acordo com as regiões da lâmina foliar (ápice, meio e base) e localidades de coleta (PESV e EEco), as contagens

celulares obtidas das imagens em 40x foram convertidas para células/mm<sup>2</sup>. A normalidade dos dados de densidade celular, espessura da cutícula e epiderme foi avaliada pelo teste de D'Agostino e Pearson (1973;  $\alpha = 0,05$ ). Nos grupos com distribuição não normal, aplicou-se o método ROUT para identificação e remoção de *outliers* (Motulsky e Brown, 2006). As médias e desvios-padrão dos grupos foram comparados por ANOVA de uma via, seguida de comparações múltiplas com o teste de Tukey ( $\alpha = 0,05$ ). Quando a remoção de *outliers* não foi eficiente, as médias e desvios-padrão foram comparados pelo teste de Kruskal-Wallis, seguido de comparações múltiplas com o teste de Dunn ( $\alpha = 0,05$ ). Os dados também foram aplicados em um modelo de ANOVA trifatorial com nível de significância de  $\alpha = 0,05$  para avaliar o efeito dos fatores independentes (região, localidade e condição) sobre as variáveis resposta (densidades dos tipos celulares e espessuras da epiderme e cutícula). Todas as análises foram realizadas no GraphPad Prism 8.0.2 (GraphPad Software, San Diego, CA, USA).

## 2.3 Resultados e Discussão

Como primeira linha de contato entre a folha hospedeira e a instalação e manutenção da colônia de *Nexothrips* sp., as células epidérmicas apresentam diferentes níveis de impacto relacionados aos tipos celulares especializados, ou seja, tricomas e estômatos. As células comuns da epiderme também terão alterações relacionadas ao mecanismo de enrolamento da lâmina foliar que caracteriza as galhas de enrolamento em *M. splendens*.

### 2.3.1 Espessamento da epiderme e da cutícula

Os dados citométricos evidenciaram maior espessamento da cobertura cuticular e das células epidérmicas com valores tanto na superfície adaxial quanto na abaxial significativamente maiores, quando comparadas àqueles das folhas não galhadas. Muito embora a colônia de *Nexothrips* se instale e tenha contato direto apenas com a superfície adaxial, na qual a cutícula é 18,6% mais espessa do que aquela da FNG (4,68  $\mu\text{m}$  e 3,53  $\mu\text{m}$ , respectivamente), a face foliar abaxial da LRG apresenta cutícula significativamente mais espessa do que aquela das FNG 17,4% maior (4,20  $\mu\text{m}$  e 3,58  $\mu\text{m}$ , respectivamente) no PESV ( $p < 0,0001$ ).

A cutina é sintetizada nas células epidérmicas e chega à superfície foliar atravessando a membrana plasmática e os canais da parede celular. Desta forma, podemos assumir que

o estímulo alimentar dos indivíduos de *Nexothrips* estimula esta via metabólica garantindo à LRG uma cobertura mais eficiente em termos de economia hídrica (Amorim, 2017, Nóbrega, 2023). A condição galha/folha foi um fator altamente explicativo dessas variações com 18,6% da variação da espessura da cutícula adaxial e 17,4% da cutícula abaxial. Esse espessamento representa um mecanismo de proteção da colônia de tripes não somente contra dessecação, mas também contra inimigos naturais que teriam na espessura da cutícula uma barreira mecânica e química a mais para alcançar as presas (*Nexothrips*). A hipertrofia celular induzida pela manipulação do desenvolvimento tecidual pelos tripes também resulta em maior proteção mecânica (Souza, et al. 2000).

### **2.3.2 Concentração das alterações na porção mediano-basal**

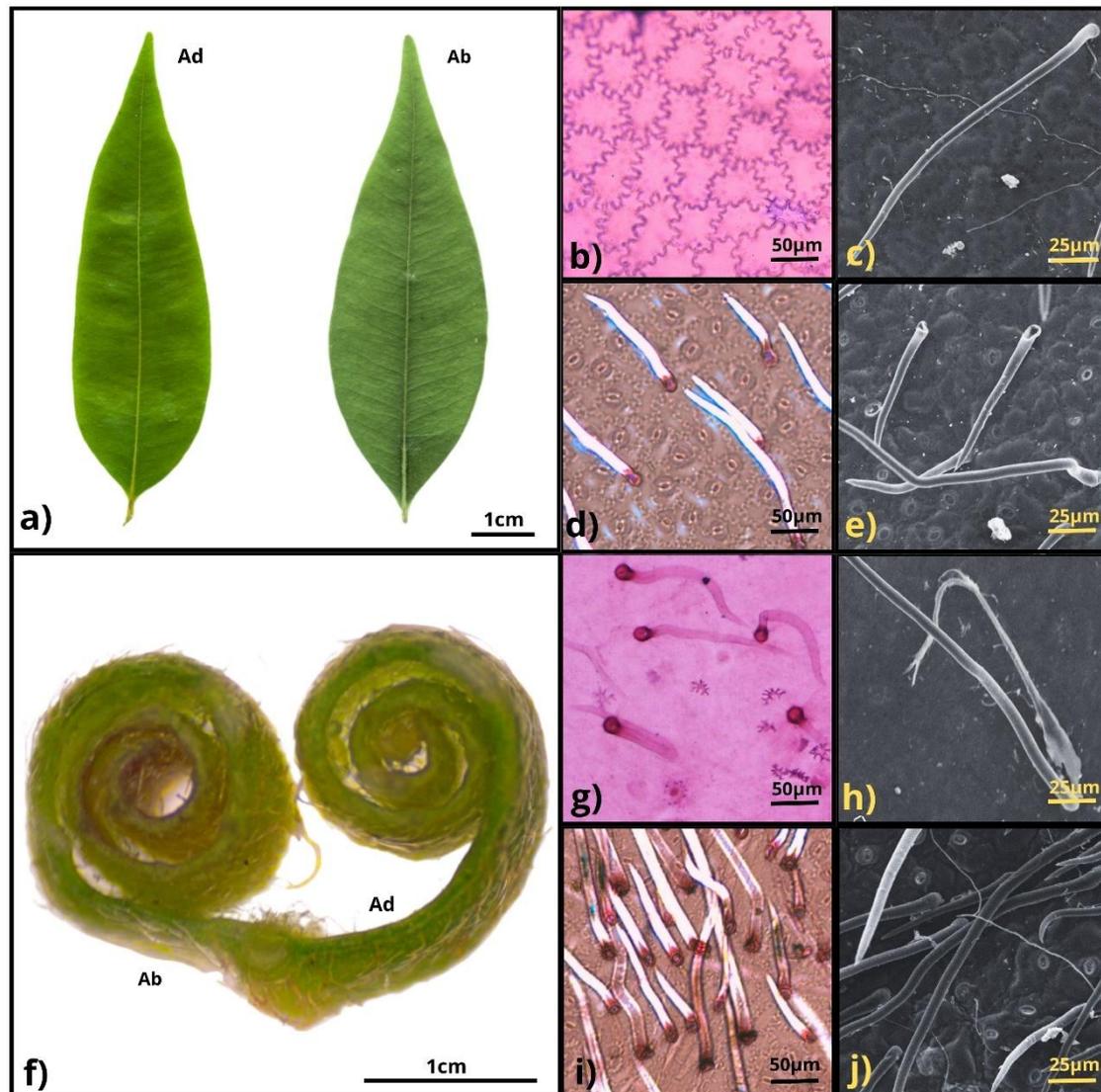
Muito embora a diferenciação celular ao longo do desenvolvimento das folhas se dê no sentido ápice-base, a distribuição espacial das alterações ao longo do limbo foliar em virtude do estabelecimento da colônia de *Nexothrips* não corroboram completamente a hipótese de que as alterações anatômicas seriam mais evidentes na porção mediano-basal da galha. Os valores para densidade de tricomas, células e espessura da cutícula e das células mantêm-se similar entre as regiões morfogenéticas foliares (ápice, meio e base), especialmente nas galhas. A similaridade na densidade de tricomas na superfície adaxial das galhas nas três regiões (entre 22–27 tricomas/mm<sup>2</sup>) e em ambas as localidades pode estar relacionada ao fato de os tricoblastos serem os primeiros tipos celulares epidérmicos com seus destinos definidos. Contudo, a similaridade citométrica se aplica também para a espessura da cutícula e das células epidérmicas comuns, denotando que a instalação da colônia se deu, muito provavelmente, após os destinos celulares já estarem definidos na folha hospedeira.

### **2.3.3 Efeito da alimentação dos tripes na densidade de tricomas e estômatos**

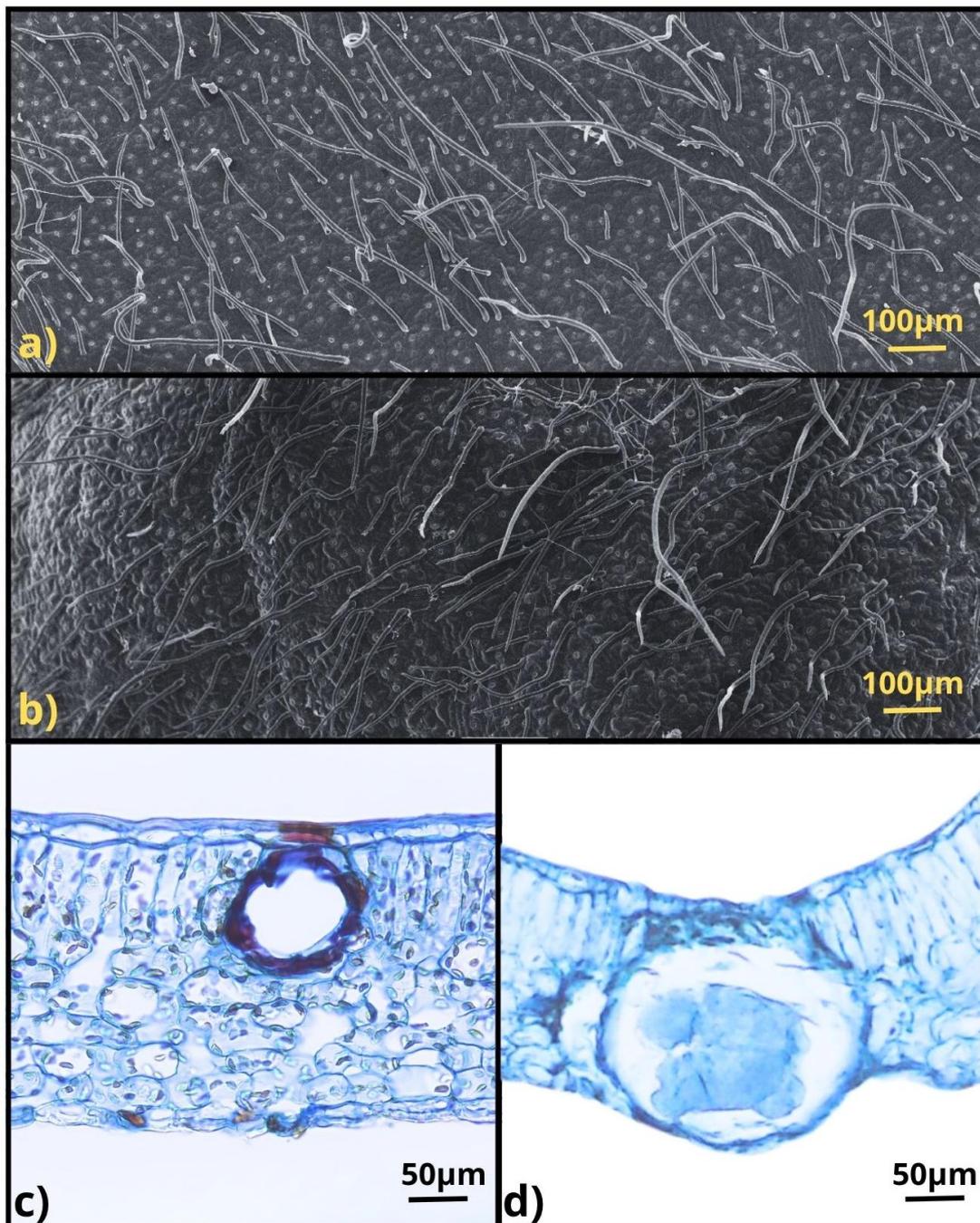
Um dos efeitos mais marcantes da instalação e alimentação constante da colônia de *Nexothrips* é percebido pela densidade dos tricomas. Na superfície adaxial, as FNG exibem baixa densidade de tricomas ( $\leq 6,7$  tricomas/mm<sup>2</sup>), enquanto nas galhas os tricomas chegam a uma densidade de 22- 27 tricomas/mm<sup>2</sup> em ambas as populações de *M. splendens*. Com relação a face abaxial, observou-se não somente aumento na

densidade de tricomas nas LRG em relação as FNG, mas também variação entre as populações do PESV e da EEco.

Este padrão de recrutamento de novos tricoblastos e neodiferenciação de tricomas não foi observado para os estômatos. A densidade estomática não diferiu significativamente entre FNG e LRG ( $p = 0,0881$ ). Além disso, as LRG mostraram apenas 7,58% da variação total para essa variável, evidenciando que a indução da galha e manutenção da colônia de *Nexothrips* têm impacto mais pronunciado sobre tricomas do que sobre estômatos. Tal análise do potencial destes galhadores em manipular os destinos celulares indica capacidade para recrutar novos tricoblastos, mas não para diferenciar novas células meristemóides (células-mães dos estômatos). Funcionalmente, temos implicações no valor adaptativo das galhas para a proteção contra inimigos naturais e um microambiente favorável em termos de status hídrico. Ademais, os estômatos mantêm uma organização funcional menos suscetível à manipulação do galhador conforme proposta para galhas coloniais de ácaros (Moura, et al. 2008).



**Figura 1.** Folha não galhada (FNG) de *Myrcia splendens* (Sw.) DC (Myrtaceae) e galha de enrolamento foliar (LRG) em *M. splendens* induzida por *Nexothrips* sp. (Thysanoptera) **f-j**. **a** FNG, **b** e **c** epiderme adaxial, **d** e **e** epiderme abaxial em microscopia de luz, **f** LRG, **g** e **h** epiderme adaxial, **h** e **j** epiderme abaxial. Os quadrados **b**, **d** **g** e **j** são imagens obtidas através do destacamento de epiderme, **c**, **e**, **h**, e **j** obtidas através de microscopia eletrônica de varredura (MEV). **Ab**; Abaxial, **Ad**: Adaxial.



**Figura 2** Folha não galhada (FNG) de *Myrcia splendens* Sw. DC (Myrtaceae) **a** e **b**. Galha de enrolamento foliar (LRG) (induzidas por *Nexothrips* sp. (Thysanoptera) **c** e **d**. **a** e **b** face abaxial da FNG e LRG respectivamente, vistas em MEV; **c** e **d** mesofilo.

#### 2.3.4 Influência de fatores abióticos nas galhas

A comparação das galhas nas duas populações de *M. splendens* demonstrou haver influência significativamente dos fatores ambientais na expressão de atributos anatômicos epidérmicos das LRG. Embora a indução de galhas pela colônia de *Nexothrips* seja o

principal fator associado ao aumento na densidade de tricomas e maior espessamento da cutícula, as condições ambientais distintas entre a EEco e o PESV, tais como microclima, radiação solar e disponibilidade hídrica podem modular a intensidade e a forma com que essas estruturas anatômicas são expressas, intensificando o potencial morfogênético da planta hospedeira frente a manipulação promovida pelos insetos, Em conclusão, nossos dados indicam que a indução e estabelecimento das LRG por *Nexothrips* sp. em *M. splendens* resulta em modificações marcantes na densidade de tricomas e na espessura de tecidos epidérmicos, validando parcialmente as hipóteses propostas. De modo peculiar, a influência dos galhadores não influenciam a diferenciação de estômatos, e as alterações não se alinham com o sentido da diferenciação celular nas regiões foliares. Há duas explicações possíveis: (1) a colônia se instalou após os destinos celulares já estarem determinados ou (2) o controle do *Nexothrips* sobre a ontogênese epidérmica é limitado ao recrutamento de novos tricoblastos.

## 2.4 Agradecimentos

Agradeço à Estação Ecológica da Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG) e ao Parque Estadual Serra Verde pela autorização e apoio logístico para a realização das coletas. Aos autores do projeto, agradecemos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq; 304535/2019-2), à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo apoio financeiro, fundamental para o desenvolvimento desta pesquisa.

## 2.5 Referências

- Amorim, D. O., Ferreira, B. G., & Fleury, G. (2017). Plant potentialities determine anatomical and histochemical diversity in *Mikania glomerata* Spreng. galls. *Brazilian Journal of Botany*, 40(3), 757–767. <https://doi.org/10.1007/s40415-016-0357-9>
- D'Agostino, R. B., & Pearson, E. S. (1973). Tests for departure from normality. Empirical results for the distributions of  $b_2$  and  $\sqrt{b_1}$ . *Biometrika*, 60(3), 613–622.
- Fahn, A. (1990). *Plant anatomy* (pp. 222–226). Pergamon Press.
- Isaias, R. M. S., Ferreira, B. G., & Carneiro, R. G. S. C. (2025). Epidermis: The first line of contact between plants and gall-inducing herbivores. In Oliveira, D. C. & Isaias,

- R.M.S (Eds.), *Plant Galls: Structure and functions* (pp. 31–47). Springer Cham. [https://doi.org/10.1007/978-3-031-80064-1\\_3](https://doi.org/10.1007/978-3-031-80064-1_3)
- Ichihashi, Y., & Tsukaya, H. (2015). Behavior of leaf meristems and their modification. *Frontiers in Plant Science*, *6*, 1060. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01060>
- JARDIM, C. H., & MONTEIRO, H. C. (2014). Microclimatic units in the UFMG ecological station in Belo Horizonte, Brazil: Methodological aspects and the role of vegetation in thermal impacts. *Geografias*, *1*, 86–102.
- Javelle, M., Vernoud, V., Rogowsky, P. M., & Ingram, G. C. (2011). Epidermis: The formation and functions of a fundamental plant tissue. *New Phytologist*, *189*, 17–39.
- Johansen, D. A. (1940). *Plant microtechnique*. McGraw-Hill Book Company.
- Jorge, N. C., Souza-Silva, É. A., Alvarenga, D. R., Saboia, G., Soares, G. L. G., Zini, C. A., Cavalleri, A., & Isaias, R. M. S. (2018a). Structural and chemical profiles of *Myrcia splendens* (Myrtaceae) leaves under the influence of the galling *Nexothrips* sp. (Thysanoptera). *Frontiers in Plant Science*, *9*, 1521. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01521>
- Jorge, N. C., Alvarenga, D. R., Cavalleri, A., & Isaias, R. M. S. (2018b). Anatomical and histometric explanations for leaf folding on *Holopothrips striatus* galls in *Myrcia retorta*. *Flora*, *244–245*, 24–28. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2018.06.002>
- Karnovsky, M. J. (1965). A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy. *Journal of Cell Biology*, *27*, 137A–138A. (Abstract)
- Kraus, J. E., & Arduin, M. (1997). *Manual básico de métodos em morfologia vegetal* (198 pp.). Editora da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro.
- Motulsky, H. J., & Brown, R. E. (2006). Detecting outliers when fitting data with nonlinear regression: A new method based on robust nonlinear regression and the false discovery rate. *BMC Bioinformatics*, *7*, 123. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-7-123>
- Moura, M. Z. D., Soares, G. L. G., & Isaias, R. M. dos S. (2008). Species-specific changes in tissue morphogenesis induced by two arthropod leaf gallers in *Lantana camara* L. (Verbenaceae). *Australian Journal of Botany*, *56*(2), 153–160. <https://doi.org/10.1071/BT07131>
- Nobrega, L. P., Haiad, B. de S., & Ferreira, B. G. (2023). Epidermal and subepidermal changes during the formation of hairy galls induced by Eriophyidae on *Avicennia schaueriana* leaves. *The Science of Nature*, *110*(49). <https://doi.org/10.1007/s00114-023-01876-3>

- O'Brien, T. P., & McCully, M. E. (1981). *The study of plant structure: Principles and selected methods*. Melbourne: Termarcarphi Pty Ltd.
- Santana, A. P., & Isaias, R. M. S. (2014). Gall ing insects are bioindicators of environmental quality in a Conservation Unit. *Acta Botanica Brasilica*, 28(4), 594–608. <https://doi.org/10.1590/0102-33062014abb3510>
- Souza, S. C. P. M., Kraus, J. E., Isaias, R. M. S., & Neves, L. J. (2000). Anatomical and ultrastructural aspects of leaf galls in *Ficus microcarpa* L. f. (Moraceae) induced by *Gynaikothrips ficorum* Marchal (Thysanoptera). *Acta Botanica Brasilica*, 14, 57–69.
- Sunidhi, Singla, P., Kaur, R., et al. (2025). Eavesdropping the pivotal defensive representatives of plant-thrips interaction. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 31, 173–197. <https://doi.org/10.1007/s12298-025-01554-w>
- Viol, I. C. S. C., Bragança, G. P. P., Arriola, Í. A., Almeida, E. F. A., & Isaias, R. M. S. (2025). Functional implications of cell wall composition in leaf-folding galls induced by *Gynaikothrips uzeli* (Thysanoptera: Phlaeothripidae) on *Ficus benjamina* L. (Moraceae). *Flora*, 323, 152665. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2024.152665>
- Zuch, D. T., Doyle, S. M., Majda, M., Smith, R. S., Robert, S., & Torii, K. U. (2022). Cell biology of the leaf epidermis: Fate specification, morphogenesis, and coordination. *The Plant Cell*, 34(1), 209–227. <https://doi.org/10.1093/plcell/koab25>

## 2.6 Tabelas

**Tabela 1.** ANOVA trifatorial avaliando a influência da região foliar, localidade das populações e condição de presença ou ausência de galhas sobre a expressão de atributos anatômicos epidérmicos das folhas de *Myrcia splendens* (Myrtaceae). SQ = soma dos quadrados, QM = quadrado médio.  $p \leq 0,05$  em negrito.

Variável resposta	Fonte da variação	% do total da variação	SQ	QM	Teste	p-value
Células comuns - Adaxial (células/mm <sup>2</sup> )	Região	24.34	1987902	993951	F (2, 288) = 49.84	<b>&lt;0.0001</b>
	Localidade	0.07976	6514	6514	F (1, 288) = 0.3266	0.5681
	Condição	2.179	177979	177979	F (1, 288) = 8.924	<b>0.0031</b>
	Região x Localidade	1.686	137680	68840	F (2, 288) = 3.452	<b>0.033</b>
	Região x Condição	0.2784	22737	11368	F (2, 288) = 0.5700	0.5661
	Localidade x Condição	0.2681	21893	21893	F (1, 288) = 1.098	0.2956
	Região x Localidade x Condição	0.8361	68281	34140	F (2, 288) = 1.712	0.1824
	Resíduos		5743723	19943		
Células comuns - Abaxial (células/mm <sup>2</sup> )	Região	13.85	629055	314528	F (2, 288) = 62.21	<b>&lt;0.0001</b>
	Localidade	0.2002	9097	9097	F (1, 288) = 1.800	0.1808
	Condição	53	2407986	2407986	F (1, 288) = 476.3	<b>&lt;0.0001</b>
	Região x Localidade	0.1321	6002	3001	F (2, 288) = 0.5936	0.553
	Região x Condição	0.6673	30316	15158	F (2, 288) = 2.998	<b>0.0514</b>
	Localidade x Condição	0.06372	2895	2895	F (1, 288) = 0.5726	0.4498
	Região x Localidade x Condição	0.0445	2022	1011	F (2, 288) = 0.1999	0.8189
	Resíduos		1455987	5056		
Tricomas - Adaxial (células/mm <sup>2</sup> )	Região	0.7583	442.6	221.3	F (2, 288) = 2.780	0.0637

	Localidade	0.3388	197.8	197.8	F (1, 288) = 2.485	0.1161
	Condição	58.8	34321	34321	F (1, 288) = 431.2	<b>&lt;0.0001</b>
	Região x Localidade	0.3126	182.4	91.21	F (2, 288) = 1.146	0.3194
	Região x Condição	0.1076	62.8	31.4	F (2, 288) = 0.3945	0.6744
	Localidade x Condição	0.3388	197.8	197.8	F (1, 288) = 2.485	0.1161
	Região x Localidade x Condição	0.06661	38.88	19.44	F (2, 288) = 0.2442	0.7835
	Resíduos		22923	79.59		
Tricomas - Abaxial (células/mm <sup>2</sup> )	Região	9.544	138270	69135	F (2, 288) = 27.88	<b>&lt;0.0001</b>
	Localidade	25.6	370842	370842	F (1, 288) = 149.6	<b>&lt;0.0001</b>
	Condição	11.1	160871	160871	F (1, 288) = 64.89	<b>&lt;0.0001</b>
	Região x Localidade	1.302	18861	9431	F (2, 288) = 3.804	<b>0.0234</b>
	Região x Condição	0.2431	3522	1761	F (2, 288) = 0.7103	0.4923
	Localidade x Condição	2.879	41703	41703	F (1, 288) = 16.82	<b>&lt;0.0001</b>
	Região x Localidade x Condição	0.04062	588.4	294.2	F (2, 288) = 0.1187	0.8882
	Resíduos		714042	2479		
Estômatos (células/mm <sup>2</sup> )	Região	1.513	8023	4012	F (2, 288) = 2.450	0.0881
	Localidade	0.3859	2047	2047	F (1, 288) = 1.250	0.2645
	Condição	7.582	40218	40218	F (1, 288) = 24.56	<b>&lt;0.0001</b>
	Região x Localidade	0.01283	68.04	34.02	F (2, 288) = 0.0207	0.9794
	Região x Condição	1.498	7945	3973	F (2, 288) = 2.426	0.0902
	Localidade x Condição	0.02819	149.5	149.5	F (1, 288) = 0.0913	0.7627
	Região x Localidade x Condição	0.06695	355.1	177.6	F (2, 288) = 0.1084	0.8973
	Resíduos		471623	1638		
Células adaxial (µm)	Região	1.868	11.68	5.84	F (2, 168) = 2.007	0.1376
	Localidade	7.526	47.05	47.05	F (1, 168) = 16.17	<b>&lt;0.0001</b>
	Condição	10.64	66.53	66.53	F (1, 168) = 22.86	<b>&lt;0.0001</b>
	Região x Localidade	0.6849	4.282	2.141	F (2, 168) = 0.7356	0.4808

	Região x Condição	1	6.253	3.127	F (2, 168) = 1.074	0.3439
	Localidade x Condição	0.02718	0.1699	0.1699	F (1, 168) = 0.0583	0.8094
	Região x Localidade x Condição	0.04623	0.289	0.1445	F (2, 168) = 0.0496	0.9516
Cutícula adaxial ( $\mu\text{m}$ )	Resíduos		488.9	2.91		
	Região	1.15	2.062	1.031	F (2, 168) = 1.830	0.1637
	Localidade	25.47	45.66	45.66	F (1, 168) = 81.03	< <b>0.0001</b>
	Condição	18.56	33.28	33.28	F (1, 168) = 59.06	< <b>0.0001</b>
	Região x Localidade	1.132	2.03	1.015	F (2, 168) = 1.801	0.1683
	Região x Condição	0.002861	0.00513	0.002565	F (2, 168) = 0.0045	0.9955
	Localidade x Condição	0.1206	0.2163	0.2163	F (1, 168) = 0.3839	0.5364
Células abaxial ( $\mu\text{m}$ )	Região x Localidade x Condição	0.7632	1.368	0.6842	F (2, 168) = 1.214	0.2996
	Resíduos		94.67	0.5635		
	Região	1.543	8.813	4.407	F (2, 168) = 1.633	0.1984
	Localidade	7.922	45.24	45.24	F (1, 168) = 16.77	< <b>0.0001</b>
	Condição	9.282	53.01	53.01	F (1, 168) = 19.64	< <b>0.0001</b>
	Região x Localidade	1.175	6.709	3.354	F (2, 168) = 1.243	0.2911
	Região x Condição	0.5354	3.058	1.529	F (2, 168) = 0.5666	0.5685
Cutícula abaxial ( $\mu\text{m}$ )	Localidade x Condição	0.09534	0.5445	0.5445	F (1, 168) = 0.2018	0.6539
	Região x Localidade x Condição	0.07205	0.4115	0.2057	F (2, 168) = 0.0762	0.9266
	Resíduos		453.3	2.698		
	Região	0.6113	0.148	0.074	F (2, 168) = 0.9092	0.4048
	Localidade	19.77	4.786	4.786	F (1, 168) = 58.80	< <b>0.0001</b>
	Condição	17.37	4.204	4.204	F (1, 168) = 51.65	< <b>0.0001</b>
	Região x Localidade	3.409	0.8253	0.4127	F (2, 168) = 5.070	<b>0.0073</b>
Região x Condição	0.149	0.03608	0.01804	F (2, 168) = 0.2217	0.8014	
Cutícula abaxial ( $\mu\text{m}$ )	Localidade x Condição	0.03249	0.007867	0.007867	F (1, 168) = 0.0966	0.7563
	Região x Localidade x Condição	2.186	0.5293	0.2647	F (2, 168) = 3.251	<b>0.0412</b>
	Resíduos		13.67	0.0814		

## Capítulo II

**Original Article**

**Impacto de galhas de enrolamento foliar induzidas por *Nexothrips* sp.  
(Thysanoptera) sob os atributos funcionais e o xilema de *Myrcia splendens* (Sw.)  
DC. (Myrtaceae)**

Caio Victor da Cruz Gomes<sup>1</sup>, Mariana de Sousa Costa Freitas<sup>1</sup>, Ígor Abba Arriola<sup>1</sup>,  
Rosy Mary dos Santos Isaias<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Departamento de Botânica, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, MG, Brasil.

**Resumo**

A diferenciação do sistema vascular foliar ocorre de forma gradativa, com maturação tardia nas regiões mediana e basal da folha. Esse processo pode ser afetado por interações com galhadores, como *Nexothrips* sp. (Thysanoptera), que induz galhas de enrolamento foliar em *Myrcia splendens* (Myrtaceae). Este estudo avaliou o impacto da indução de galhas na estrutura dos elementos de vaso do xilema, com ênfase nas porções mediana e basal da folha, testando a hipótese de que essas regiões apresentariam alterações vasculares mais pronunciadas. Foram analisadas folhas galhadas e não galhadas coletadas em dois ambientes distintos (Cerrado e Mata Atlântica), considerando atributos funcionais, como conteúdo relativo de água, suculência e teor de clorofila, além de análises citométricas. Os resultados revelaram que, apesar de alterações morfofisiológicas significativas entre os ambientes, não houve diferenças estatísticas na morfometria dos elementos de vaso entre folhas galhadas e não galhadas. Conclui-se que, no sistema *M. splendens*-*Nexothrips* sp., a estrutura vascular foliar é conservada mesmo após a formação da galha, possivelmente devido a restrições da planta hospedeira e à alimentação superficial do inseto indutor.

**Palavras-Chave:**

citometria vegetal, interação inseto-planta, plasticidade foliar

### 3.1 Introdução

A diferenciação das células vasculares nas folhas começa nos ápices e progride em direção à área mediana, acompanhando a expansão da lâmina foliar. As células do xilema próximas ao ápice e ao pecíolo se diferenciam antes das células da região mediana, que amadurecem mais tarde (Fahn 1990, Ichihashi and Tsukaya 2015, Aloni 2025). O processo de diferenciação celular nas folhas pode ser influenciado por interações com organismos externos, como observado em estudos sobre galhadores. Neste contexto, a interação entre *M. splendens* e o galhador *Nexothrips* sp. (Thysanoptera) revela alterações estruturais (Jorge et al 2018), tais como a compactação mesófila, formação de cavidades de ar, áreas de hipersensibilidade e aumento do número e tamanho das cavidades secretoras. Esses aspectos podem também impactar diretamente a diferenciação das células vasculares das folhas hospedeiras da colônia de *Nexothrips*.

Nosso estudo pretende avaliar o impacto que a colônia de *Nexothrips* sp. causa no xilema das folhas de *M. splendens*, testando a hipótese de que as alterações vasculares serão mais pronunciadas na porção basal-mediana das galhas de enrolamento foliar, devido à diferenciação tardia dos tecidos. Esperamos, ainda, correlacionar as alterações vasculares com o suporte hídrico aos galhadores. Especificamente, o estudo responderá às seguintes questões: (1) os elementos de vaso na porção basal-mediana das galhas de enrolamento foliar apresentarão diferenças mais pronunciadas? (2) Os atributos funcionais diferem entre as folhas e as galhas?

### 3.2 Materiais e Métodos

#### 3.2.1 Amostragem

Folhas e galhas de *M. splendens* foram coletadas em dois locais representativos dos biomas Cerrado e Mata Atlântica. O primeiro local, o Parque Estadual Serra Verde (PESV) (19°47'22,47"S, 43°57'32,35"W), é uma unidade de conservação urbana localizada em Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil. O PESV abrange áreas de Cerrado e Mata Atlântica, reunindo características de ambos os biomas (IEF 2010; Portugal-Santana & Isaias 2014). O segundo local, a Estação Ecológica UFMG (EEco) (19°53'02,4"S, 43°58'09,8"W), também localizado em Belo Horizonte, é totalmente representado pelo bioma Mata Atlântica. Foram coletadas folhas não galhadas e as galhas dos mesmos nós,

aqui denominados ramos-irmãos ( $n = 35$ ) de diferentes indivíduos ( $n = 35$  para cada local), garantindo assim que ambas tenham a mesma idade. As amostras foram fotografadas, colocadas em sacos plásticos transparentes, devidamente rotulados, e em seguida, armazenados individualmente. As amostras foram destinadas a análise do conteúdo relativo de água, análises estruturais e citometria.

### **3.2.2 Conteúdo relativo de água**

Para determinar o conteúdo relativo de água, foram selecionadas 20 amostras de folhas e de galhas de enrolamento em cada local de coleta. As folhas não galhadas e galhas do mesmo ramo-irmão foram pesadas em três condições: a primeira condição consistiu em obter o peso fresco (FW). A segunda condição consistiu na obtenção do peso túrgido (TW), realizada pela imersão das folhas em água destilada a 4 °C por 24 horas, seguida de secagem com toalhas de papel e, por fim, a pesagem. Na terceira condição, as folhas foram secas em estufa a 60 °C por 48 horas e, posteriormente, pesada para determinar o peso seco (DW). O teor relativo de água das folhas foi calculado utilizando a equação:  $(FW-DW)/(TW-DW)$ . Esta equação permite a medição precisa do teor relativo de água das folhas, considerando tanto o peso fresco quanto o peso seco das amostras (França et al., 2012).

### **3.2.3 Dissociação e mensuração dos elementos de vaso**

Para a dissociação dos elementos vasculares, foram utilizados fragmentos de ápice, região mediana, base e pecíolo, tanto das folhas com galhas como das não galhadas ( $n = 20$ , 10 folhas e 10 galhas para cada local de coleta), previamente fixadas em FAA (formol, ácido acético, etanol a 50% 1:1:18) (Johansen, 1940). Os fragmentos foram imersos em solução de hipoclorito de sódio 60% até a dissociação, seguida de lavagem em água para remover o hipoclorito. Em seguida, realizou-se o processo de maceração com auxílio de agulhas hipodérmicas. Os elementos vasculares foram delicadamente separados e montados entre lâmina e lamínula com gelatina glicerinada gelatinosa (Kraus & Arduin, 1997). Os elementos vasculares foram analisados ao microscópio óptico, com as imagens registadas por meio de câmera digital Leica® ICC50HP acoplada ao microscópio óptico Leica DM500. Para a citometria dos elementos vasculares, foi utilizado o software AxioVision 4.8.

### **3.2.4 Área foliar e teor de clorofila**

#### **3.2.4.1 Área foliar**

Todas as amostras de folhas e galhas foram digitalizadas utilizando o scanner fotográfico HP Scanjet G2710 antes das preparações para a citometria, determinação do teor relativo de água e análise estrutural. As imagens foram analisadas utilizando o software ImageJ (Schneider et al., 2012), obtendo-se a área da superfície foliar exposta à luz solar. No caso das galhas, as imagens foram obtidas com o limbo enrolado.

#### **3.2.4.2 Teor de clorofila**

O teor de clorofila foi avaliado utilizando o medidor de clorofila SPAD-502 Plus. Foram realizadas cinco medições ao longo da lâmina foliar para cada folha e galha, expressos em valores médios, sob luz solar plena (Takahashi et al., 2005). Os valores do índice SPAD forneceram uma estimativa do teor de clorofila por meio da conversão pela fórmula  $\text{Chl } (\mu\text{g cm}^{-2}) = 117,1 \times \text{SPAD} / (148,84 - \text{SPAD})$ ,  $R^2 = 0,890$  (Coste et al., 2010).

### **3.2.5 Citometria e histometria**

Fragmentos da porção apical, mediana e basal do limbo foliar, e pecíolo das folhas e galhas de enrolamento ( $n = 5$ ) foram fixados em FAA (formol, ácido acético, etanol 50% 1:1:18) (Johansen, 1940) por 24 horas e processados para inclusão em Paraplast X-TRA® (Kraus & Arduin, 1997), após desidratação em uma série de n-butyl (Johansen, 1940). Secções anatômicas transversais e longitudinais (12–14  $\mu\text{m}$ ) foram obtidas utilizando um micrótomo rotativo (Leica® BIOCUT 2035) e afixadas em lâminas com adesivo de Bissing (Kraus & Arduin, 1997). As lâminas foram desparafinadas com acetato de butila e reidratadas em série etanólica (Bukatsch, 1972). As secções foram coradas com azul Astra e safranina (9:1, v/v) (Bukatsch, 1972, modificado para 0,5%), desidratadas numa série etanólica, imersas em acetato de butila e montadas em verniz Acrilex® incolor (Paiva et al., 2006). As lâminas foram examinadas ao microscópio óptico Leica DM500 e sob luz polarizada e fotografadas com câmara ICC50 HP acoplada (Leica, Wetzlar, Alemanha). Para a histometria dos feixes vasculares e da área<sup>2</sup> dos elementos vasculares, foi utilizado o software AxioVision 4.8.

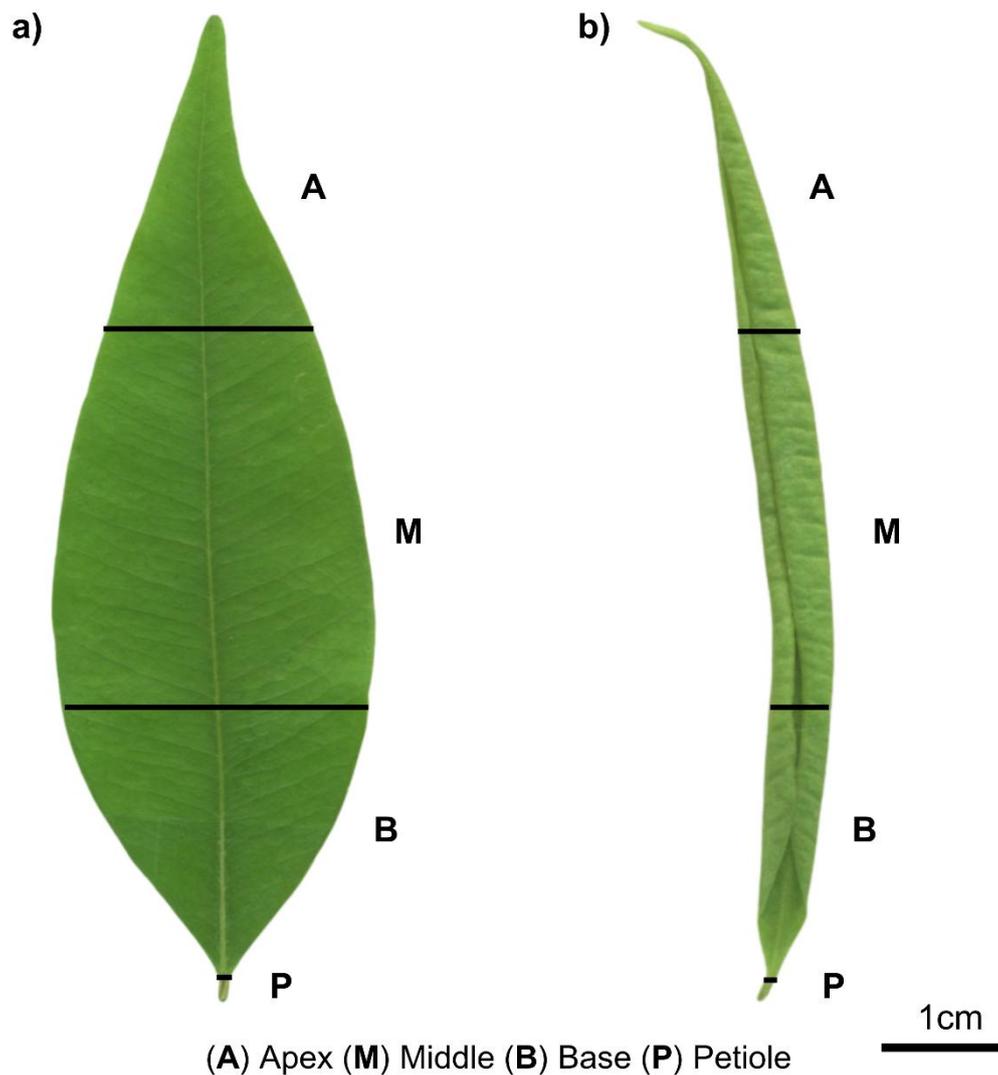
### 3.2.6 Análises estatísticas

Os dados relativos ao número de galhas por ramo, tamanho das galhas e dimensões do sistema vascular foram comparados utilizando o software SigmaStat® (Jandel Scientific Software, San Rafael, CA, EUA). Dados paramétricos (compatíveis com as premissas de homocedasticidade e normalidade) foram comparados usando análise de variância (ANOVA) (valor estatístico: F), seguida pelo teste post hoc de Tukey. Dados não paramétricos e/ou não homocedásticos foram transformados por log10 para comparação na ANOVA e no teste post hoc de Tukey. Neste último caso, os dados foram comparados utilizando o teste de Kruskal-Wallis (valor estatístico: H), seguido do teste post hoc de Dunn. Em todos os casos, as diferenças foram consideradas significativas quando  $P < 0,05$ .

## 3.3 Resultados

### 3.3.1 Caracterização das folhas e galhas de enrolamento foliar

As folhas não galhadas (NGL) de *Myrcia splendens* (Sw.) DC (Myrtaceae) são lanceoladas, pecioladas, com margem lisa, base cuneiforme e ápice acuminado, e nervação camptódroma (**Fig. 1a**). As galhas de enrolamento foliar (GEF) são induzidas por uma espécie não descrita de *Nexothrips* sp. (Thysanoptera) e causam o enrolamento de ambos os lados da lâmina foliar em direção ao centro, formando uma galha cilíndrica enrolada, com um estreitamento maior na região apical (**Fig. 1b**).



**Figura 1.** (a) Folha não galhada (FNG) de *Myrcia splendens* (Sw.) DC (Myrtaceae), (b) galha de enrolamento foliar (GEF) induzida por *Nexothrips* sp. (Thysanoptera). As linhas pretas indicam os locais de seccionamento nos quatro domínios: A: apical, M: mediano, B: basal, P: pecíolo.

### 3.3.2 Atributos funcionais

As FNG e as GEF do Parque Estadual Serra Verde (PESV) apresentaram valores mais elevados para a maioria das variáveis analisadas em comparação com as da Estação Ecológica da UFMG (EEco). No PESV, tanto as FNG quanto as GEF mostraram maior peso fresco, peso túrgido, peso seco, área foliar e conteúdo relativo de água (RWC), o que indica maior capacidade de retenção de água e acúmulo de biomassa. Em contraste,

as FNG e as GEF da EEco apresentaram valores menores nessas variáveis, refletindo um ambiente com menor disponibilidade de água.

**Tabela 1.** Comparação dos caracteres funcionais das folhas não galhadas (FNG) de *Myrcia splendens* (Sw.) DC (Myrtaceae) e galhas de enrolamento foliar (GEF) induzidas por *Nexothrips* sp. (Thysanoptera) entre a Estação Ecológica UFMG e o Parque Estadual Serra Verde, mostrando as médias e desvios padrão para cada região, resumo e valor p.

Caracteres Funcionais	Estação Ecológica UFMG		Parque Estadual Serra Verde		Summary	Valor de p
	FNG	GEF	FNG	GEF		
Peso fresco (mg)	121.6 ± 51.03c	71.61 ± 24.46d	235.9 ± 20.39a	165.3 ± 10.95b	F (3, 76) = 103.8	<0.000 1
	193 ± 46.32bc	118.6 ± 33.75c	327.3 ± 30.04a	266.5 ± 22.08b		
Peso túrgido (mg)	52.48 ± 24.73b	30.67 ± 14.42c	66.69 ± 4.52a	40.62 ± 3.88c	F (3, 76) = 22.57	<0.000 1
	48.90 ± 19.87b	47.26 ± 16.75b	65.25 ± 8.33a	55.80 ± 8.46a		
Peso Seco(mg)	1025 ± 175.5b	566.5 ± 168.1d	1404 ± 154.5a	704.4 ± 142.2c	F (3, 76) = 107.6	<0.000 1
	24.61 ± 13.12	23.31 ± 14.27	21.08 ± 2.25	17.49 ± 3.83		
Área foliar (mm <sup>2</sup> )	43.26 ± 10.12a	42.36 ± 11.77a	28.52 ± 3.58b	24.69 ± 3.09b	F (3, 76) = 27.37	<0.000 1
	56.75 ± 10.12b	57.65 ± 11.77b	71.49 ± 3.58a	75.32 ± 3.09a		
Área foliar específica (mm <sup>2</sup> /mg <sup>-1</sup> )	52.24 ± 25.45	58.75 ± 31.21	47.94 ± 5.04	60.52 ± 16.57	H (3) = 5.21	0.1572
	0.68 ± 0.32b	0.85 ± 0.65b	1.22 ± 0.25a	1.86 ± 0.59a		
Conteúdo de massa seca (%)	49.74 ± 6.86b	35.99 ± 5.41d	58.81 ± 4.92a	40.66 ± 2.93c	F (3, 156) = 149.8	<0.000 1
	56.75 ± 10.12b	57.65 ± 11.77b	71.49 ± 3.58a	75.32 ± 3.09a		
Conteúdo de água na folha (%)	52.24 ± 25.45	58.75 ± 31.21	47.94 ± 5.04	60.52 ± 16.57	H (3) = 5.21	0.1572
	0.68 ± 0.32b	0.85 ± 0.65b	1.22 ± 0.25a	1.86 ± 0.59a		
Massa foliar/ área (g/m <sup>2</sup> )	49.74 ± 6.86b	35.99 ± 5.41d	58.81 ± 4.92a	40.66 ± 2.93c	F (3, 156) = 149.8	<0.000 1
	56.75 ± 10.12b	57.65 ± 11.77b	71.49 ± 3.58a	75.32 ± 3.09a		
Índice de suculência foliar (g water.dm <sup>-2</sup> )	49.74 ± 6.86b	35.99 ± 5.41d	58.81 ± 4.92a	40.66 ± 2.93c	F (3, 156) = 149.8	<0.000 1
	56.75 ± 10.12b	57.65 ± 11.77b	71.49 ± 3.58a	75.32 ± 3.09a		
Teor de clorofila (µg/cm <sup>2</sup> )	49.74 ± 6.86b	35.99 ± 5.41d	58.81 ± 4.92a	40.66 ± 2.93c	F (3, 156) = 149.8	<0.000 1
	56.75 ± 10.12b	57.65 ± 11.77b	71.49 ± 3.58a	75.32 ± 3.09a		

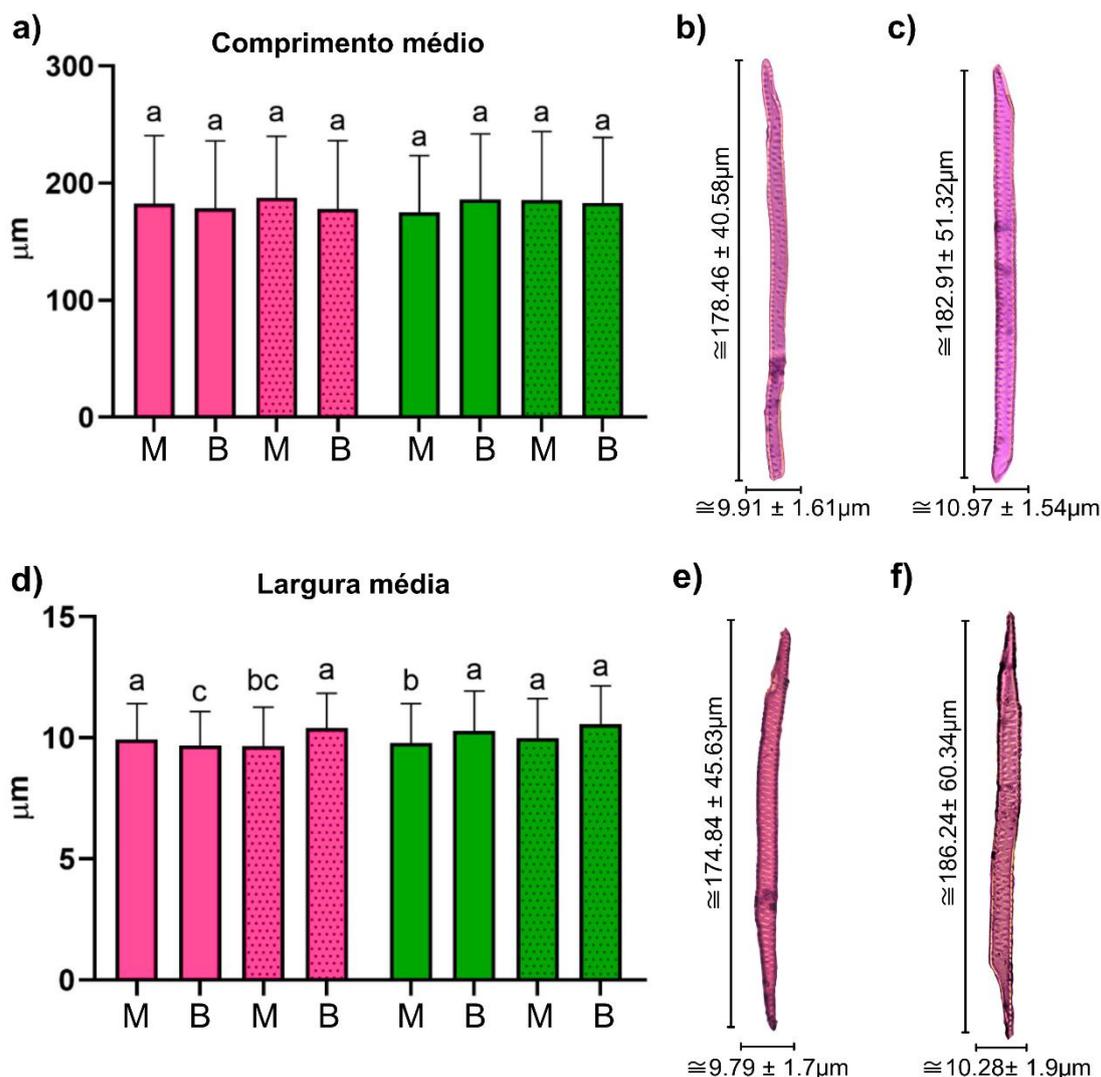
### 3.3.3 Citometria dos elementos de vaso

Para a EEco, o comprimento médio dos elementos de vaso da porção mediana das FNG foi de 174,46 ± 37,14 µm, e para a porção basal, foi de 181,32 ± 44,61 µm. Na

porção mediana das LRG, o comprimento médio foi de  $182,91 \pm 55,74 \mu\text{m}$ , e na porção basal, foi de  $185,94 \pm 48,74 \mu\text{m}$ . Para o PESV, o comprimento médio dos elementos de vaso da porção mediana das FNG foi de  $174,84 \pm 45,63 \mu\text{m}$ , e para a porção basal, foi de  $186,24 \pm 59,68 \mu\text{m}$ . Na porção mediana das GEF, o comprimento médio dos elementos de vaso foi de  $182,76 \pm 37,69 \mu\text{m}$ , e para a porção basal,  $185,25 \pm 46,25 \mu\text{m}$ .

Na EEco, a largura média dos elementos de vaso da porção mediana das FNG foi de  $9,66 \pm 1,80 \mu\text{m}$ , e para a porção basal,  $9,89 \pm 1,59 \mu\text{m}$ . Para a porção mediana das GEF, a largura média dos elementos de vaso foi de  $10,30 \pm 1,51 \mu\text{m}$ , e para a porção basal,  $10,19 \pm 1,50 \mu\text{m}$ . No PESV, a largura média da porção mediana dos elementos de vaso das FNG foi de  $11,31 \pm 1,04 \mu\text{m}$ , e para a porção basal,  $11,24 \pm 1,07 \mu\text{m}$ . Na porção mediana, os elementos de vaso das GEF tinham largura média de  $11,37 \pm 1,07 \mu\text{m}$ , e na porção basal,  $11,62 \pm 1,03 \mu\text{m}$ .

O comprimento médio dos elementos de vaso tanto nas amostras do PESV quanto da EEco foi de  $177,9 \mu\text{m} \pm 40,54 \mu\text{m}$  (**Fig. 2a**) e a largura média foi de  $10,2 \mu\text{m} \pm 1,55 \mu\text{m}$  (**Fig. 2d**). A análise citométrica comparativa revelou que não houve diferença significativa tanto no comprimento quanto na largura dos elementos de vaso entre as diferentes porções das FNG (folhas não galhadas) e das GEF (galhas de enrolamento foliar).



**Figura 2.** Citometria dos elementos de vaso da porção mediana e basal da folha não galhada (FNG) de *Myrcia splendens* (Sw.) DC (Myrtaceae) e da galha de enrolamento foliar (GEF) induzida por *Nexothrips* sp. (Thysanoptera). **(a-c)** Comparação do comprimento médio e **(d-f)** da largura média. Barras em rosa são referentes as amostras da Estação Ecológica da UFMG (EEco). Barras verdes são referentes as amostras do Parque Estadual Serra Verde (PESV). Barras lisas representam as FNG e as barras ponteadas as GEF. M = porção mediana; B = porção basal. (média  $\pm$ , desvio-padrão).

### 3.4 Discussão

#### 3.4.1 Desenvolvimento foliar / tripses

A atividade meristemática nas folhas em desenvolvimento ocorre de forma bidirecional, ou seja, a partir dos dois polos, ou seja, a partir do ápice e da base do limbo

foliar, permitindo o crescimento em ambas as direções. (Fahn A. 1990, Ichihashi & Tsukaya 2015, Aloni 2025). Desta forma, os elementos vasculares da região mediano-basal são os últimos a se diferenciarem. Essa atividade dos cordões procambiais é modulada por auxinas e citocininas, que regulam tanto a divisão celular quanto a formação dos diferentes tecidos ao longo do desenvolvimento da folha, o que também é esperado nas galhas (Bedetti 2017, Bragança et. al. 2020).

Considerando que a diferenciação na porção mediano-basal é tardia, esperava-se que os elementos de vaso nessas regiões apresentassem alterações mais pronunciadas devido à atividade da colônia de *Nexothrips*. A região mediano-basal também é a área de maior expansão do limbo foliar, especialmente em folhas lanceoladas. No entanto, a citometria dos elementos vasculares revelou que o comprimento e a largura dos elementos de vaso não apresentaram diferenças significativas ao compararmos as FNG com as GEF.

A ausência de alterações nos elementos de vaso observada no sistema *Myrcia splendens*–*Nexothrips* sp. pode estar associada a dois fatores principais: as restrições impostas pela planta hospedeira e as necessidades específicas do galhador. Embora certos insetos sejam capazes de induzir galhas foliares e as folhas, por sua alta plasticidade, sejam estruturas propensas às modificações marcantes, a planta impõe limites ao grau de alteração que sua maquinaria pode sofrer (Mani 1964, Isaias, et. al. 2013). Nesse contexto, as GEF podem ter elementos de vaso com características conservadas devido as restrições morfogenéticas de *M. splendens*.

O segundo fator, intimamente relacionado ao primeiro, diz respeito às necessidades do galhador. Muito embora, não sejam capazes de induzir alterações marcantes na ontogênese dos elementos vasculares, os indivíduos de *Nexothrips* obtêm abrigo, nutrição e proteção, na galha formada, conforme esperado para diversos sistemas planta hospedeira-galhador (Stone & Schonrögge 2003, Raman 2011).

Nas GEF em *Myrcia splendens*, algumas características morfoanatômicas do tecido foliar são preservadas como a dorsiventralidade do parênquima paliçádico e lacunoso (Jorge 2018), em contraste com o que ocorre, por exemplo, no sistema *Ficus microcarpa* - *Gynaikothrips ficorum*, onde existe homogeneização do mesofilo (Souza, et. al, 1999). Observa-se a preservação do padrão dorsiventral do mesofilo, mesmo quando a fêmea fundadora (fundatrix) oviposita no parênquima paliçádico. A larva, ao atingir o primeiro ínstar, é capaz de sair do local, locomover-se e alimentar-se na epiderme adaxial (Mound

1991). Nestes sistemas, assim como em *M. splendens-Nexothrips* sp., o desenvolvimento da galha não leva a neofomação de feixes vasculares. Neste sistema, mesmo com o enrolamento da lâmina foliar, os feixes preexistentes são preservados, mantendo sua função na condução de água e nutrientes. Desta forma, a hipótese de que alterações na região mediana da folha seriam mais pronunciadas não é corroborada para este sistema.

### 3.4.2 Citometria dos elementos de vaso

A citometria dos elementos de vaso nas regiões mediano-basal das galhas no sistema *M. splendens-Nexothrips* sp. revelou comprimentos e larguras semelhantes entre as FNG e as GEF. Diferenças significativas também não foram observadas entre as amostras provenientes do PESV e da EEco.

Nos morfotipos de galhas em *Inga ingoides* (Rich.) Willd., fusiformes, lenticulares e globoides, observou-se uma variação na citometria dos elementos de vaso entre as regiões proximal e distal às galhas, o que não ocorreu em *M. splendens-Nexothrips* sp.. Essas galhas, caracterizadas por maior neofomação tecidual, são induzidas por cecidomyídeos e apresentam um maior conteúdo relativo de água. Essa característica, associada à condução de água via simplasto e apoplasto do parênquima, foi descrita como um mecanismo compensatório para o fluxo hídrico (Bragança et al. 2020), o que não ocorreu nas GEF em *M. splendens*.

Apesar de o xilema ser um tecido complexo e apresentar características estruturais conservadoras, inclusive com peso taxonômico, suas células podem ser significativamente alteradas pela indução de galhas, especialmente devido à sinalização hormonal. Os principais hormônios com potencial para orquestrar tais alterações são as auxinas e as citocininas. Entretanto, outras classes hormonais, bem como a ação sinérgica entre diferentes reguladores de crescimento, também podem influenciar o padrão do sistema vascular (Bragança et al., 2025).

No caso de *M. splendens*, observa-se que todas as fases de alimentação do indutor ocorrem de forma semelhante, por meio de um aparelho bucal do tipo perfurador-sugador, que atua sobre células superficiais (Mound 1991). O mecanismo compensatório de condução hídrica surge como uma hipótese plausível para explicar as similaridades observadas nos elementos de vaso entre a folha não galhada (FNG) e a lâmina foliar reestruturada pela indução e estabelecimento da galha (GEF), especialmente considerando que *Nexothrips*

sp. se alimenta exclusivamente das células superficiais. No caso específico da galha de enrolamento foliar, não há necessidade de modificações marcantes no sistema vascular, uma vez que a estrutura vascular original da folha e a manutenção do *continuum* folha-galha é funcionalmente suficiente para garantir o suprimento hídrico para toda a estrutura.

A colônia de *Nexothrips* sp. tem potencial para desencadear diversas respostas morfo-genéticas no tecido vegetal, como o aumento do tamanho e da densidade de glândulas oleíferas, além de estimular o enrolamento da lâmina foliar como estratégia de proteção da colônia (Jorge et al., 2018). No entanto, alterações estruturais significativas no sistema vascular não parecem ser necessárias para a manutenção do ciclo de vida dos indivíduos que conseguem se alimentar e completar seu desenvolvimento com as modificações já estabelecidas no tecido foliar.

### 3.4.3 Atributos funcionais

As FNG e GEF coletadas no Serra Verde (PESV) apresentam características fisiológicas distintas daquelas da Estação Ecológica da UFMG (EEco), o que pode ser atribuído às diferenças nos ambientes, particularmente pela proximidade de cursos de água no PESV. A análise das variáveis morfofisiológicas, como peso fresco, peso turgido, peso seco, área foliar, conteúdo relativo de água (RWC), índice de succulência e conteúdo de clorofila, indica que as plantas do PESV possuem uma maior capacidade de acúmulo de água, sugerindo uma adaptação mais eficiente ao ambiente úmido e à maior disponibilidade de recursos hídricos.

Os resultados mostram que as FNG e as GEF do PESV apresentam valores superiores para a maioria das variáveis analisadas, incluindo peso fresco, peso turgido, peso seco e área foliar. Esse aumento é provavelmente consequência da maior disponibilidade de água no ambiente do PESV, o que favorece o crescimento das plantas. A abundância de água contribui para o maior acúmulo de biomassa, refletindo, por exemplo, no aumento do peso turgido, que está diretamente relacionado à retenção de água nas células vegetais. Essa característica demonstra a capacidade das plantas do PESV de manter a turgidez e sustentar processos fisiológicos essenciais, como a fotossíntese.

### **3.4.3.1 Conteúdo de água e suculência**

O conteúdo relativo de água (RWC) foi significativamente maior tanto para FNG quanto para GEF das plantas do PESV do que aquele das plantas da EEco. Tal fato reflete a maior eficiência na retenção de água, refletindo a maior disponibilidade hídrica para as plantas do PESV. O maior conteúdo relativo de água está diretamente relacionado aos maiores índices de suculência observados nas FNG e GEF do PESV quando comparados ao da EEco. A maior suculência indica maior armazenagem de água nos tecidos de *M. splendens* do PESV, uma característica vantajosa para as plantas do ambiente com maior disponibilidade hídrica.

### **3.4.3.2 Aumento na área foliar e capacidade fotossintética**

As áreas das FNG e das GEF do PESV também foram significativamente maiores quando comparadas com as áreas das FNG e GEF da EEco. Essa diferença em relação à área foliar pode também ser devida a maior disponibilidade de água, permitindo um crescimento mais expansivo das folhas, o que proporciona uma maior área para captura de luz e, conseqüentemente, maior capacidade fotossintética. Isso é corroborado pelo conteúdo de clorofila, que foi mais elevado tanto nas FNG quanto nas GEF, indicando maior potencial fotossintetizante nas plantas do PESV, mesmo na condição galhada, quando comparado às FNG e GEF da EEco.

### **3.4.3.3 Plasticidade fenotípica e adaptação ao ambiente**

As diferenças observadas entre as plantas do PESV e da EEco são um reflexo da plasticidade fenotípica das plantas, que podem ajustar suas características morfológicas e fisiológicas de acordo com a disponibilidade de recursos no ambiente (Fettke e Fernie, 2025). A plasticidade fenotípica permite que as plantas se adaptem às condições locais, otimizando sua eficiência no uso de água e energia (Laitinen, 2024). No PESV, com maior disponibilidade de água, as plantas parecem apresentar maior investimento em acúmulo de biomassa e maior área foliar, favorecendo a fotossíntese e o crescimento. Por outro lado, as plantas da EEco, que não estão próximas a cursos de água, podem ter desenvolvido características morfológicas e fisiológicas mais conservativas, como menor área foliar e menor conteúdo de água.

### 3.5 Agradecimentos

Agradeço à Estação Ecológica da Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG) e ao Parque Estadual Serra Verde pela autorização e apoio logístico para a realização das coletas. Aos autores do projeto, agradecemos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq; 309713/2023-4), à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo apoio financeiro, fundamental para o desenvolvimento desta pesquisa.

### Conflitos de Interesse

Os autores declaram que não há conflito de interesses.

### 3.6 Referências

Ananthakrishnan, T. N. (1978). On some aspects of thrips galls. *Bulletin de la Société Botanique de France, Actualités Botaniques*, 127, 31–34. <https://doi.org/10.3897/BDJ.2.e1077>

Ananthakrishnan, T. N., & Raman, A. (1989). Morphology of galls. In T. N. Ananthakrishnan & A. Raman (Eds.), *Thrips and gall dynamics* (pp. 67–73). New Delhi: Oxford and IBH Publishing. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01521>

Ananthakrishnan, T. N. (Ed.). (1984). *Biology of gall insects*. New Delhi: Oxford & IBH.

Bragança, G.P.P., Santos, A.M.A., Freitas, M.S.C, Nogueira, R.M. (2025). Patterns of Xylem (Re)differentiation and Distribution in Galls. In: Oliveira, D.C.d., Isaias, R.M.d.S. (eds) *Plant Galls*. Springer, Cham. [https://doi.org/10.1007/978-3-031-80064-1\\_4](https://doi.org/10.1007/978-3-031-80064-1_4)

Bukatsch, F. (1972). Bemerkungen zur Doppelfärbung Astrablau-Safranin. *Mikrokosmos*, 61, 255.

Coste, S., Rodrigues, R. R., & Santos, J. E. (2010). A calibration test with thirteen tree species of tropical rainforest in the Brazilian Atlantic Forest. *Annals of Forest Science*, 67(6), 609.

- Crespi, B. J. (1996). Comparative analysis of the origins and losses of eusociality: Causal mosaics and historical uniqueness. In E. Martins (Ed.), *Phylogenies and the comparative method in animal behavior* (pp. 253–287). Oxford University Press.
- Crespi, B. J., Carmean, D. A., & Chapman, T. W. (1997). Ecology and evolution of galling thrips and their allies. *Annual Review of Entomology*, *42*, 51–71. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.42.1.51>
- Fahn, A. (1990). *Plant anatomy* (pp. 222–226). Oxford, UK: Pergamon Press.
- Ferreira, B. G., Álvarez, R., Avritzer, S. C., & Isaias, R. M. S. (2017). Revisiting the histological patterns of storage tissues: Beyond the limits of gall-inducing taxa. *Botany*, *95*, 173–184. <https://doi.org/10.1139/cjb-2016-0189>
- Fettke, J., & Fernie, A. R. (2025). Do storage reserves contribute to plant phenotypic plasticity? *Trends in Plant Science*, *30*(4), 364–372. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2024.10.017>
- França, M. G. C., Prados, L. M. Z., Lemos-Filho, J. P., Ranieri, B. D., & Vale, F. H. A. (2012). Morphophysiological differences in leaves of *Lavoisiera campos-portoana* (Melastomataceae) enhance higher drought tolerance in water shortage events. *Journal of Plant Research*, *125*, 85–92. <https://doi.org/10.1007/s10265-011-0416-z>
- Fukushima, K., & Hasebe, M. (2013). Adaxial-abaxial polarity: The developmental basis of leaf shape diversity. *Genesis*, *52*(1), 1–18. <https://doi.org/10.1002/dvg.22728>
- Ichihashi, Y., & Tsukaya, H. (2015). Behavior of leaf meristems and their modification. *Frontiers in Plant Science*, *6*, 1060. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01060>
- Isaias, R. M. S., Carneiro, R. G. S., Oliveira, D. C., & Santos, J. C. (2013). Illustrated and annotated checklist of Brazilian gall morphotypes. *Neotropical Entomology*, *42*(3), 230–239. <https://doi.org/10.1007/s13744-013-0115-7>
- Johansen, D. A. (1940). *Plant microtechnique*. New York: McGraw-Hill Book Co.
- Jorge, N. C., Souza-Silva, É. A., Alvarenga, D. R., Saboia, G., Soares, G. L. G., Zini, C. A., Cavalleri, A., & Isaias, R. M. S. (2018). Structural and chemical profiles of *Myrcia splendens* (Myrtaceae) leaves under the influence of the galling *Nexothrips* sp. (Thysanoptera). *Frontiers in Plant Science*, *9*, 1521. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01521>

- Kraus, J. E., & Arduin, M. (1997). *Manual básico de métodos em morfologia vegetal*. Seropédica: Editora da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro.
- Laitinen, R. A. E. (2024). Importance of phenotypic plasticity in crop resilience. *Journal of Experimental Botany*, 75(3), 670–673. <https://doi.org/10.1093/jxb/erad465>
- Lewis, T. (1973). *Thrips, their biology, ecology and economic importance*.
- Maia, V. C. (2018). Insect galls on Myrtaceae: Richness and distribution in Brazilian restingas. *Biota Neotropica*, 19(1). <https://doi.org/10.1590/1676-0611-bn-2018-0526>
- Mani, M. S. (1964). *Ecology of plant galls*. Heidelberg: Springer. <https://doi.org/10.1007/978-94-017-6230-4>
- Mani, M. S. (1992). Introduction to cecidology. In J. D. Shorthouse & O. Rohfritsch (Eds.), *Biology of insect-induced galls* (pp. 1–7). Oxford: Oxford University Press.
- Meyer, J., & Maresquelle, H. J. (1983). *Anatomie des galles*. Berlin: Gebrüder Borntraeger.
- Mound, L. A., & Heming, B. S. (1991). Thysanoptera. In *Insects of Australia* (Vol. 1, pp. 510–515). CSIRO Division of Entomology.
- Oliveira, D. C., et al. (2006). Alterations in the histochemistry and cell wall components of *Qualea parviflora* Mart. leaves induced by Cecidomyiidae (Diptera). *Biochemical Systematics and Ecology*, 34(9), 714–724. <https://doi.org/10.1016/j.bse.2006.05.002>
- Paiva, J. G. A., Fank-de-Carvalho, S. M., Magalhães, M. P., & Graciano-Ribeiro, D. (2006). Verniz vitral incolor 500®: Uma alternativa de meio de montagem economicamente viável. *Acta Botanica Brasilica*, 20, 257–264.
- Santana, A. P., & Isaias, R. M. S. (2014). Gallling insects are bioindicators of environmental quality in a Conservation Unit. *Acta Botanica Brasilica*, 28(4), 594–608. <https://doi.org/10.1590/0102-33062014abb3510>
- Raman, A. (2007). Insect-induced plant galls of India: Unresolved questions. *Current Science*, 92, 748–757.
- Raman, A., Schaefer, C. W., & Withers, T. M. (2005). *Biology, ecology, and evolution of gall-inducing arthropods*. Hauppauge, NY: Science Publishers Inc.

- Raman, A., & Ananthkrishnan, T. N. (1983). Studies on some thrips (Thysanoptera: Insecta) induced galls. II. Fine structure of the nutritive zone. *Proceedings of the Indian National Science Academy, B49*, 525–561.
- Santos, M. F., Lucas, E., Sano, P. T., Buerki, S., Staggemeier, V. G., & Forest, F. (2017). Biogeographical patterns of *Myrcia* s.l. (Myrtaceae) and their correlation with geological and climatic history in the Neotropics. *Molecular Phylogenetics and Evolution, 108*, 34–48. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.01.012>
- Schneider, C. A., Rasband, W. S., & Eliceiri, K. W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods, 9*(7), 671–675. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>
- Shorthouse, J. D., Wool, D., & Raman, A. (2005). Gall-inducing insects – Nature’s most sophisticated herbivores. *Basic and Applied Ecology, 6*(5), 407–411. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2005.07.001>
- Souza, S. C. P. M., Kraus, J. E., Isaias, R. M. S., & Neves, L. J. (2000). Anatomical and ultrastructural aspects of leaf galls in *Ficus microcarpa* L. f. (Moraceae) induced by *Gynaikothrips ficorum* Marchal (Thysanoptera). *Acta Botanica Brasilica, 14*, 57–69.
- Stannard, L. J. (1968). *The thrips or Thysanoptera of Illinois*. Bulletin of the University of Nebraska State Museum, 1, 1–80.
- Stone, G. N., & Schönrogge, K. (2003). The adaptive significance of insect gall morphology. *Trends in Ecology & Evolution, 18*, 512–522. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1998.tb02248.x>
- Sytsma, K. J., Litt, A., Zjhra, M. L., Pires, J. C., Nepokroeff, M., Conti, E., & Wilson, P. (2004). Clades, clocks, and continents: Historical and biogeographical analysis of Myrtaceae, Vochysiaceae, and relatives in the Southern Hemisphere. *International Journal of Plant Sciences, 165*, 85–105.
- Takahashi, M., Yamaguchi, T., & Sakai, H. (2005). Plant nitrogen levels and photosynthesis in the supernodulating soybean cultivar Sakukei 4. *Plant Production Science, 8*(4), 412–419.
- Tooker, J. F., Koenig, W. A., & Hanks, L. M. (2002). Altered host plant volatiles are proxies for sex pheromones in the gall wasp *Antistrophus rufus*. *Proceedings of the*

*National Academy of Sciences*, 99, 15486–15491.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.252626799>

Tooker, J. F., & Hanks, L. M. (2004). Stereochemistry of host plant monoterpenes as mate location cues for the gall wasp *Antistrophus rufus*. *Journal of Chemical Ecology*, 30, 473–477. <https://doi.org/10.1023/B:JOEC.0000017995.83676.c9>

Tooker, J. F., & Hanks, L. M. (2006). Tritrophic interactions and reproductive fitness of the prairie perennial *Silphium laciniatum* Gillette (Asteraceae). *Environmental Entomology*, 35, 537–545. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-35.2.537>

Tree, D. J., & Mound, L. A. (2009). Gall-induction by an Australian insect of the family Thripidae (Thysanoptera: Terebrantia). *Journal of Natural History*, 43, 1147–1158. <https://doi.org/10.1080/00222930902807767>

Yamaguchi, H., Tanaka, H., Hasegawa, M., Tokuda, M., Asami, T., & Suzuki, Y. (2012). Phytohormones and willow gall induction by a gall-inducing sawfly. *New Phytologist*, 196(2), 586–595. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04264.x>

#### 4. Considerações finais

Neste estudo, foram investigadas as respostas anatômicas e fisiológicas de *Myrcia splendens* à indução de galhas de enrolamento foliar por *Nexothrips* sp. As análises revelaram modificações significativas na epiderme foliar, com destaque para o aumento na densidade de tricomas e no espessamento da cutícula, enquanto a diferenciação de estômatos permaneceu inalterada. Esses resultados sugerem que o controle morfogenético exercido pelo galhador é restrito, possivelmente limitado ao recrutamento de novos tricoblastos. Em relação aos elementos traqueais, observou-se que os feixes vasculares das folhas galhadas mantiveram características estruturais semelhantes às das folhas não galhadas, indicando a preservação da condução hídrica na estrutura foliar. As análises fisiológicas revelaram que plantas oriundas de ambientes mais úmidos apresentaram maior acúmulo de biomassa, área foliar ampliada, maior conteúdo de clorofila e maior capacidade de retenção de água, refletindo uma plasticidade fenotípica adaptativa. As evidências sugerem que o sistema mantém funcionalidade hidráulica sem necessidade de reorganizações estruturais marcantes, e que o ambiente desempenha papel relevante na resposta morfofisiológica das plantas. Investigações futuras podem abordar os mecanismos hormonais envolvidos na modulação das respostas anatômicas induzidas por *Nexothrips* sp., assim como testar os efeitos dessas alterações em níveis ecofisiológicos e ecológicos mais amplos.